

УДК 576.895.771 : 576.316

**КАРИОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДВУХ ВИДОВ МОШЕК  
РОДА PROSIMULIUM (DIPTERA: SIMULIIDAE)  
КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА И КАМЧАТКИ**

© Л. А. Чубарева

Выявлены существенные кариотипические различия между триплоидным ( $3n = 9$ ) *P. macropygum* и диплоидным ( $2n = 6$ ) *P. macropygum ventosum*. Предложено придать *P. m. ventosum* статус самостоятельного вида *P. ventosum*.

Род *Prosimulium* Roubaud, 1906 включает более 50 видов и подвидов, являясь самым крупным родом в подсем. Prosimuliinae, Lundström, 1921; на основе морфологических признаков он был подразделен на 3 группы: *hirtipes*, *macropygum* и *alpestre* (Рубцов, 1956). Позднее, на базе кариологических данных, группа *alpestre* была выделена в самостоятельный род *Ahaimophaga* (Чубарева, 1978).

В результате изучения кариотипов ряда видов *Prosimulium* группы *hirtipes* фауны России и ближнего зарубежья (СНГ), в числе которых был и типовой вид рода *P. hirtipes* (Fries, 1824), кариотип которого принят нами за стандарт, установлено, что у всех исследованных видов  $2n = 6$ . Основные маркеры хромосом у них одинаковы: хромосомы I отличаются обширной расширенной деспирализованной зоной и связаны с ядрышком, хромосомы II обладают распуфленностью в медианной зоне, хромосомы III маркированы веерообразным концом короткого плеча и толстым диском с прилежащим к нему пуффом в IIIS; соотношение длин хромосом выражено неравенством:  $I > II > III$  (Гринчук, 1967; Чубарева, 1968, 1978, 1980; Чубарева, Петрова, 1983, 1999; Чубарева и др., 1996). Аналогичные результаты получены при изучении политенных хромосом 4 видов *Prosimulium* Болгарии, кариотипы которых обладают такими же основными хромосомными маркерами (Ралчева, Дряновска, 1973; Ралчева, 1974). Согласно данным канадских цитогенетиков, неарктическим видам *Prosimulium* тоже свойственны те же главные маркеры хромосом (Basrur, 1959, 1962; Ottonen, 1966; Ottonen, Nambiar, 1969; Rothfels, Freeman, 1977, 1983; Rothfels, Nambiar, 1981; Henderson, 1986). Однако, несмотря на единообразие основных хромосомных маркеров у разных видов *Prosimulium*, межвидовые различия выявляются при сравнении дисковых последовательностей гомеологичных одноименных хромосом.

В группу *macropygum* помимо *P. macropygum* Lundstr. 1911, описанного из Финляндии, входят несколько видов и подвидов, характерных для Дальнего Востока, Севера Европы и Сибири. Так, на основе ряда морфологических отличий имагинальных и личиночных фаз развития выделены виды и подвиды, характерные для Швеции и Таймыра, — *P. arcticum* Rubzov et Carlsson, 1965 (Rubzov, Carlsson, 1965), для Западной Сибири — *P. macropygum zaitcevi* Rubzov, 1955 (Рубцов, 1956) и *P. kor-*

*shunovi* Patrusheva, 1975 (Патрушева, 1975a), для Восточной Сибири — *P. macropygum ventosum* Rubzov, 1956 (Рубцов, 1956). Близкие виды обнаружены на Дальнем Востоке — *P. kolymensis* Patrusheva, 1975 (Патрушева, 1975b) и на Аляске — *P. neomacropyga* Peterson, 1970 (Peterson, 1970) и *P. ursinum* Edwards 1935 (Carlsson, 1962).

Кариотипы группы *macropyga* почти не изучены. Имеются данные только по 2 видам: *P. macropygum* — из Канады (Basrur, Rothfels, 1959) и Кольского п-ова (Чубарева, 1968) и *P. ursinum* — из Норвегии (Carlsson, 1962). На основе проведенных исследований установлено, что виды *P. macropygum* и *P. ursinum* являются триплоидными формами ( $3n = 9$ ), при этом все личинки были женские, мужских личинок не обнаружено.

В настоящей работе приведены данные сравнительно-кариологического анализа 2 видов мошек группы *macropygum*: *P. macropygum* и *P. macropygum ventosum*.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Личинки фиксировались на местах сборов смесью 96-градусного этанола и ледяной уксусной кислоты (3:1). Анализировались давленные ацето-орсеиновые препараты политенных хромосом ядер слюнных желез и метафазные хромосомы делящихся клеток гонад и ганглиев личинок старшего возраста с оформленными дыхательными нитями; изучались морфологические признаки, имеющие таксономическую значимость. Личинки *P. macropygum* собраны в ручье на северном побережье Кольского п-ова, в районе ст. Харловка в июне 1967 г. ныне покойным В. А. Ходаковым. Изучены кариотипы 158 особей. Личинки *P. macropygum ventosum* собраны д. б. н. В. Г. Кузнецовой на Камчатке в ручье бассейна р. Паратунки в 1995 г. Изучены кариотипы 15 особей.

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

##### *Prosimulium macropygum*

Морфологические признаки личинки (рис. 1). Тело 9—10 мм длины. Окраска тела зеленовато-серая. Лобный склерит заужен в задней затылочной части, рисунок лба неясный, размытый. Вентральный вырез головной капсулы сравнительно глубокий, закругленный, с неровными «фестончатыми» краями. Субментум почти черный, его передний край с крупными, сложнорассеченными зубцами; вершина срединного зубца ниже уровня вершин боковых зубцов. Мандибула с сильно развитыми вершинным и 3-м предвершинным зубцами; наружные зубцы короткие; внутренних зубцов — 10, краевых зубцов — 16. Антенна 3-члениковая, предвершинный членик интенсивно пигментирован. В большом веере 27—30 толстых темно-коричневых щетинок. В присоске 67—75 рядов крючков, в каждом ряду по 10—11 крючков. Ректальные придатки простые. Хитиновая рама с несколько удлиненными передними ветвями, по обеим сторонам которых расположены разновеликие шипики. Дыхательных нитей — 14, на 5 коротких стебельках.

Кариотипические признаки (рис. 3; см. вкл.). Все 158 изученных особей были триплоидными самками ( $3n = 9$ ). Самцы в выборке отсутствовали. В делящихся клетках яичников и ганглиев, а также в ядрах клеток слюнных желез насчитывалось 9 хромосом, сгруппированных в 3 комплекса (рис. 3,  $a^1—a^8$ ). Анализ структурных особенностей политенных хромосом слюнных желез показал, что в каждом ядре хромосомы располагались тремя группами, по 3 гомологичных хромосомы в каждой. Степень конъюгации на всем их протяжении была различной: либо все 3 гомолога были обособлены, обвиваясь один вокруг другого, либо конъюгировали только 2 гомолога, а третий (более тонкий) находился поодаль, либо все 3 гомолога были полностью сконъюгированы. В несконъюгированных участках хромосом усматрива-

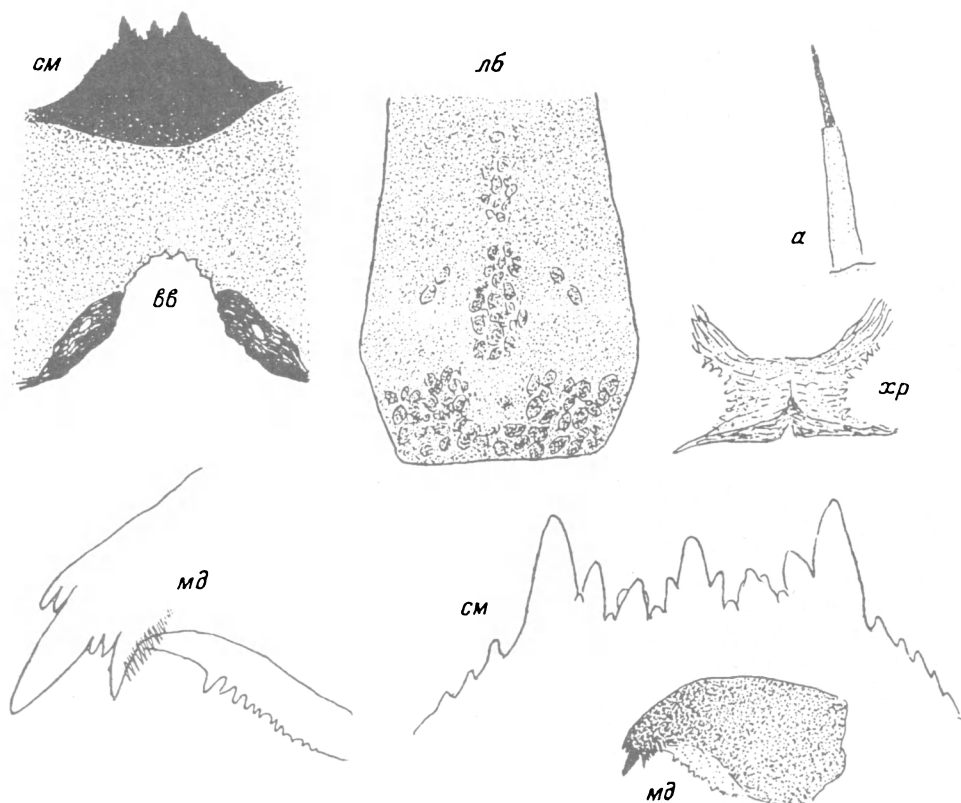


Рис. 1. Детали строения и морфологические признаки личинок *Prosimulium macropygum* Lundstrom.

а — антенна; вв — вентральный вырез головной капсулы; лб — лобный склерит; мд — мандибула; см — субментум; хр — хитиновая рама.

Fig. 1. Details and morphological characters of larvae *Prosimulium macropygum* Lundstrom.

лись различия в дисковых последовательностях, что свидетельствовало о гетерогенной природе данных триплоидов. Характерно объединение центромер с образованием хромоцентра. Нами было высказано предположение, что эти триплоиды размножаются партеногенетически (Чубарева, 1968).

Наличие в хромосоме I расширенной деспирализованной зоны и связи с ядрышком, в хромосоме II — кольца Бальбиани и сближенных пуффов, в хромосоме III — веерообразного конца в IIIIS указывает на присутствие у данных личинок всех основных кариотипических признаков, свойственных роду *Prosimulium*, в целом подтверждая принадлежность *P. macropygum* к этому роду.

Согласно данным Усовой (1961), изучавшей фауну мошек Карелии и Мурманской обл., вид *P. macropygum* обнаружен ею в речке и роднике около ст. Титан, а также в реках Юкспорёки, Вудъярврёки и Гольцовке (близ ст. Имандра) Мурманской обл. При этом в сборах Усовой были особи женского и мужского полов, морфологические признаки которых установлены на большом материале по всем фазам развития. Хотя кариологическому анализу материал, собранный Усовой, не подвергался, все же, вероятнее всего, это были, как обычно, диплоидные особи, способные дать нормальное диплоидное потомство. Таким образом, в Мурманской обл. *P. macropygum* представлен как триплоидными партеногенетическими, так и обоеполыми, вероятно диплоидными, формами.

Интересные данные получены Басруром и Росфелсом (Basrur, Rothfels, 1959), которые в течение 5 лет на большом числе личинок анализировали кариофонд

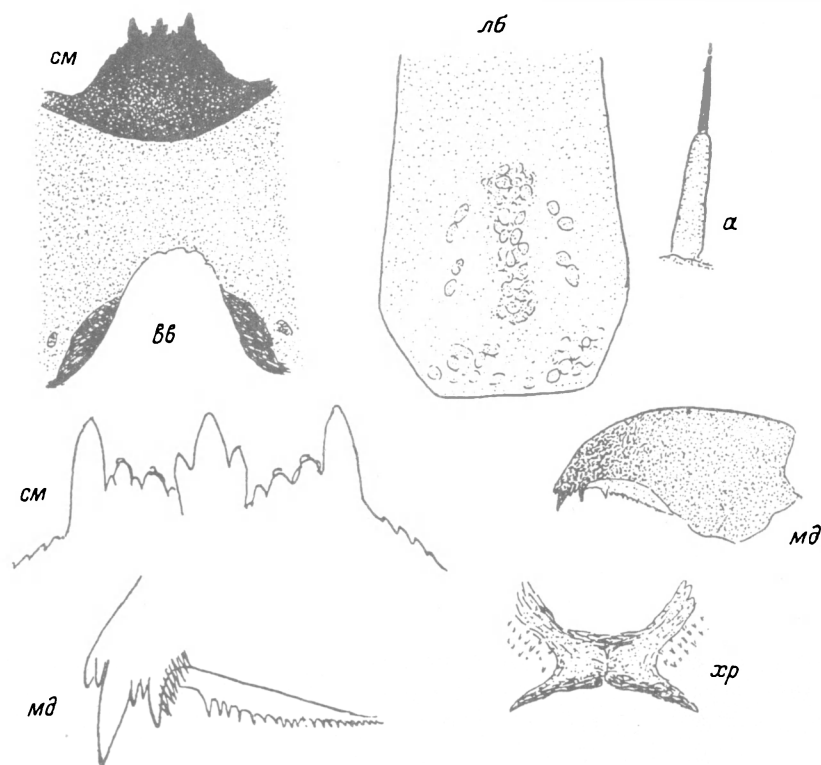


Рис. 2. Детали строения и морфологические признаки личинок *Prosimulium ventosum* Rubzov.

Обозначения, как на рис. 1.

Fig. 2. Details and morphological characters of larvae *Prosimulium ventosum* Rubzov.

природных популяций другого вида мошек — *Cnephia mutata* Malloch, 1914 — из водоемов Южного Онтарио и Британской Колумбии; при этом было установлено, что в биотопе совместно обитают две репродуктивно изолированные формы этого вида — личинки одной формы, представленные особями женского и мужского полов с нормальным соотношением полов, были диплоидными, тогда как личинки другой формы были только триплоидными женского пола. У диплоидов и триплоидов обнаружена идентичная дисковая последовательность гомеологичных одноименных политенных хромосом, однако первым была свойственна высокая гомозиготность и резкая ограниченность инверсий, а вторым — значительный инверсионный полиморфизм. Как полагают Басрур и Росфелс (Basrur, Rothfels, 1959), ограниченность инверсий указывает на то, что между диплоидными и триплоидными формами эффективный кроссинговер не имеет места, а это означает, что эти формы репродуктивно изолированы и являются четкими видами. В связи с этим не исключено основания предположение, что материал, исследованный Усовой (1961), и личинки, проанализированные нами (Чубарева, 1968), представляют собой тоже самостоятельные виды, трудно различимые по морфологическим признакам.

В той же работе Басрур и Росфелс отмечают, что *Cnephia mutata* не единственный среди мошек вид, которому свойственна триплоидия и, видимо, партеногенез. Триплоидные особи обнаружены и у *Gymnopaia* sp., а также у *P. ursinum* — обитателей Северной Норвегии (Carlsson, 1962). Эти данные свидетельствуют о независимом возникновении триплоидии у мошек, дальнейшее детальное изучение которой несомненно имеет важное значение и для вопросов систематики и для понимания эволюции сем. Simuliidae.

### *P. macropygum ventosum*

Морфологические признаки личинки (рис. 2). Тело 7—8 мм длины, окраска тела буроватая, голова темная. Лобный склерит значительно заужен в задней (затылочной) части. Рисунок лба отчетливый, позитивный. Вентральный вырез головной капсулы сравнительно глубокий, закругленный, с неровными краями. В большом веере 22—24 щетинки. Субментум с крупными краевыми и укороченным срединным зубцами. Мандибула с сильно развитым вершинным и 3-м предвершинным зубцами. Внутренних зубцов — 12, краевых — 16, они не равны между собой и выступают над внутренним краем мандибулы. Антенна 3-члениковая, с затемненным предвершинным члеником. В задней присоске 74 ряда крючков, по 10—12 крючков в каждом ряду. Хитиновая рама с удлинненными верхними ветвями, ректальные придатки простые. Дыхательных нитей 14, на 5 коротких стебельках.

По морфологическим признакам личинки данного вида слабо отличаются от типичного *P. macropygum*. Различия усматриваются лишь в числе краевых зубцов переднего края мандибулы и щетинок большого веера, а также в расположении и размерах шипиков по обеим сторонам передних ветвей хитиновой рамы. По остальным таксономическим показателям различия не установлено. В связи с этим понятна осторожность систематиков, рассматривающих данную форму как подвид (Рубцов, 1956; Усова, 1961; Патрушева, 1982; Рубцов, Янковский, 1984).

Как сказано выше, кариотип *P. hirtipes* типового вида рода *Prosimulium*, опубликованный Гринчук (1967), принят нами за стандарт в пределах данного рода и картирование хромосом других видов этого рода (разделение на секции, цифровые обозначения) велось при сравнении рисунков дисков гомологичных хромосом с таковыми у стандарта. По этому принципу нами и осуществлено картирование хромосом.

Кариотипические признаки (рис. 4; см. вкл.).  $2n = 6$ . Гомологичные хромосомы полностью сконъюгированы. Характерна меньшая степень политемии, в результате чего хромосомы *P. macropygum ventosum* кажутся более тонкими. Отмечено отсутствие гетерозиготных инверсий и хромосомного полиморфизма. Хромосома I связана с ядрышком (секция 29) и имеет деспирализованную расширенную зону (секции 26—28). Хромосома II определяется по кольцу Бальбиани (секция 22) и пuffed (секции 24 и 26) в коротком плече III. Хромосома III маркирована веерообразным концом в III. Центромеры морфологически выражены слабо, их местоположение определено путем сопоставления фотокарт хромосом I, II и III данного вида с кариотипами других видов рода *Prosimulium*, которым свойствен хромоцентр гетерохроматической природы. Соотношение длин хромосом выражено неравенством:  $I > II > III$ . Длина хромосомы I —  $558.3 \pm 13.2$  мкм, хромосомы II —  $400.6 \pm 5.7$ , хромосомы III —  $323.5 \pm 5.7$  мкм. Перечисленные здесь основные маркеры хромосом, свойственные *P. macropygum ventosum*, подтверждают обоснованность отнесения его к роду *Prosimulium*.

Сопоставление дисковых последовательностей *P. macropygum ventosum* с таковыми у *P. hirtipes* показало значительное их совпадение, однако видовые различия у *P. macropygum ventosum* проявляются в меньших размерах расширенной зоны и в ином рисунке дисков в секциях 22—25 хромосомы I, а также в разной дисковой последовательности проксимальной части III (секции 12—17). Все это подтверждает видовую самостоятельность данного таксона.

На фоне морфологического единообразия личинок *P. macropygum* и *P. macropygum ventosum* особо показательно и значимо сопоставление кариотипов этих таксонов (рис. 3, 4). Даже при беглом сравнении нельзя не отметить явных отличий как в числе, так и в морфологии хромосом. У триплоидных *P. macropygum* — 9 хромосом и слабая конъюгация гомологов при наличии хромоцентра; у *P. macropygum ventosum* ( $2n = 6$ ) — полная конъюгация гомологов и редкость хромосомных перестроек. Перечисленные признаки свидетельствуют о явных кариотипических различиях между данными таксонами; и хотя по мнению некоторых систематиков (Усова, 1961) выделение

восточносибирских форм *P. macropygum ventosum* в особый подвид по столь изменчивому признаку, как количество внутренних зубцов мандибулы, мало обосновано, полученные в работе кариологические данные говорят об обратном: о глубоких межвидовых различиях между *P. macropygum ventosum* и *P. macropygum* и о необходимости возведения подвида *P. macropygum ventosum* в ранг самостоятельного вида — *P. ventosum* Rubzov, 1956.

Пользуюсь возможностью выразить свою благодарность д. б. н. В. Г. Кузнецовой за сбор материала и предоставление его для кариологического анализа.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 99-04-49770).

#### Список литературы

- Гринчук Т. М. Изучение полиморфизма политенных хромосом мошек вида *Prosimulium hirtipes* Fries (Simuliidae, Diptera), обитающих в Ленинградской обл. // Генетика. 1967. № 1. С. 165—172.
- Патрушева В. Д. Новый подвид *Prosimulium korshunovi* Patrusheva subsp. n. (Diptera, Simuliidae) с Полярного Урала // Паразитология. 1975а. Т. 9, № 6. С. 507—514.
- Патрушева В. Д. Новые виды рода *Prosimulium* Roub. с Таймыра и Колымы // Таксономия и экология членистоногих Сибири. Новосибирск, 1975б. (Новые и малоизвестные виды фауны Сибири; Вып. 9. С. 65—72).
- Патрушева В. Д. Мошки Сибири и Дальнего Востока, Новосибирск: Наука, СО, 1982. 322 с.
- Ралчева Н. М. Кариотипные особенности на 4 вида зли мухи от рода *Prosimulium* сем. Simuliidae // Генетика и селекция. 1974. Т. 7, № 1. С. 61—67.
- Ралчева Н. М., Дряновска О. А. Сравнительно-кариологический анализ четырех видов мошек рода *Prosimulium* (Simuliidae) // Докл. Болгарск. АН. 1973. Т. 26, № 8. С. 1085—1088.
- Рубцов И. А. Мошки (сем. Simuliidae). 2-е изд. М.; Л., 1956. 860 с. (Фауна СССР; Т. 6. Вып. 6).
- Рубцов И. А., Янковский А. В. Определитель родов мошек Палеарктики. Наука, ЗИН АН СССР, 1984. 175 с.
- Усова З. В. Фауна мошек Карелии и Мурманской области. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 286 с.
- Чубарева Л. А. Триплоидия в природных популяциях мошек // Цитология. 1968. Т. 10, № 6. С. 750—754.
- Чубарева Л. А. Кариотипические особенности рода *Prosimulium* Roub. (Simuliidae, Diptera) и вопросы систематики // Паразитология. 1978. Т. 12, вып. 1. С. 37—43.
- Чубарева Л. А. Кариотипические особенности триплоидных природных популяций некровососущих мошек рода *Prosimulium* // Проблемы популяционной и эволюционной цитогенетики растений и животных. Томск: Ун-т, 1980. С. 84—92.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Новый вид мошки рода *Prosimulium* Roub. (Simuliidae, Diptera) // Двукрылые насекомые, их систематика, географическое распространение и экология. Л.: ЗИН АН СССР, 1983. С. 141—144.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А., Качворян Э. А. Морфокариотипические признаки четырех плезиоморфных видов мошек (Simuliidae, Diptera) // Паразитология. 1996. Т. 30, вып. 1. С. 3—11.
- Чубарева Л. А., Петрова Н. А. Особенности кариотипа и статус надвидовых таксонов мошек подсем. Prosimuliinae Enderlein (Diptera, Simuliidae) Палеарктики // Энтомол. обозр. 1999. Т. 78, вып. 1. С. 189—195.
- Basrur P. K. The salivary gland chromosomes of seven segregates of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) with a transformed centromere // Canad. J. Zool. 1959. Vol. 37, N 4. P. 527—570.
- Basrur P. K. The salivary gland chromosomes of seven species of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) from Alaska and British Columbia // Canad. J. Zool. 1962. Vol. 40, N 6. P. 1019—1033.
- Basrur P. K., Rothfels K. H. Triploidy in natural populations of the black fly *Cnephia mutata* (Malloch) // Canad. J. Zool. 1959. Vol. 37, N 4. P. 571—589.
- Carlsson G. Studies on Scandinavian black flies (Fam. Simuliidae Latr.). 1962. 279p. (Opus. entomol. Suppl. 21).
- Henderson C. A. P. Homosequential species 2a and 2b within the *Prosimulium onychodactylum* complex (Diptera): temporal heterogeneity linkage disequilibrium and Wahlberg effect // Canad. J. Zool. 1986. Vol. 64. P. 859—866.

- Ottonen P. O. The salivary gland chromosomes of six species in the *IIIS* group of *Prosimulium* Roub. (Diptera, Simuliidae) // *Canad. J. Zool.* 1966. Vol. 44. P. 677—701.
- Ottonen P. O., Nambiar R. The salivary gland chromosomes of *Prosimulium magnum* Dyar and Shannon (Diptera, Simuliidae) // *Canad. J. Zool.* 1969. Vol. 47, N 5. P. 943—949.
- Peterson B. V. The *Prosimulium* of Canada and Alasca (Diptera, Simuliidae) // *Mem. Entomol. Soc. Can.* 1970. N 69. 216 p.
- Rothfels K. H., Freemann D. M. The salivary gland chromosomes of seven species of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) in the mixtum (IIIL group) // *Canad. J. Zool.* 1977. Vol. 55, N 3. P. 482—507.
- Rothfels K. H., Freemann D. M. A new species of *Prosimulium* (Diptera, Simuliidae) an interchange as a primary reproductive isolating mechanism // *Canad. J. Zool.* 1983. Vol. 61, N 11. P. 2612—2617.
- Rothfels K. H., Nambiar R. A cytological study of natural hybrids between *Prosimulium multidentatum* and *P. magnum* with notes on sex determination in the Simuliidae (Diptera) // *Chromosoma*, 1981. Vol. 82, N 5. P. 673—691.
- Rubzov I. A., Carlsson G. On the taxonomy of black flies from Scandinavia and Northern USSR // *Acta Univ. Lur.* 1965. S. 2, N 18. 40 p.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 8.12.1999

THE KARYOTYPIC ANALYSIS OF TWO SPECIES OF BLACKFLIES  
OF THE GENUS *PROSIMULIUM* (DIPTERA: SIMULIIDAE)  
FROM THE KOL'SKIY PENINSULA AND KAMCHATKA

L. A. Chubareva

*Key words:* Simuliidae, *Prosimulium*, karyotype.

SUMMARY

Significant karyotypic differences between the triploid ( $3n = 9$ ) *Prosimulium macropygum* Lundstrom and the diploid ( $2n = 6$ ) *P. macropygum ventosum* Rubzov have been found. It is suggested to consider the latter taxon as an independent species *P. ventosum*.

Вклейка к ст. Л. А. Чубаревой

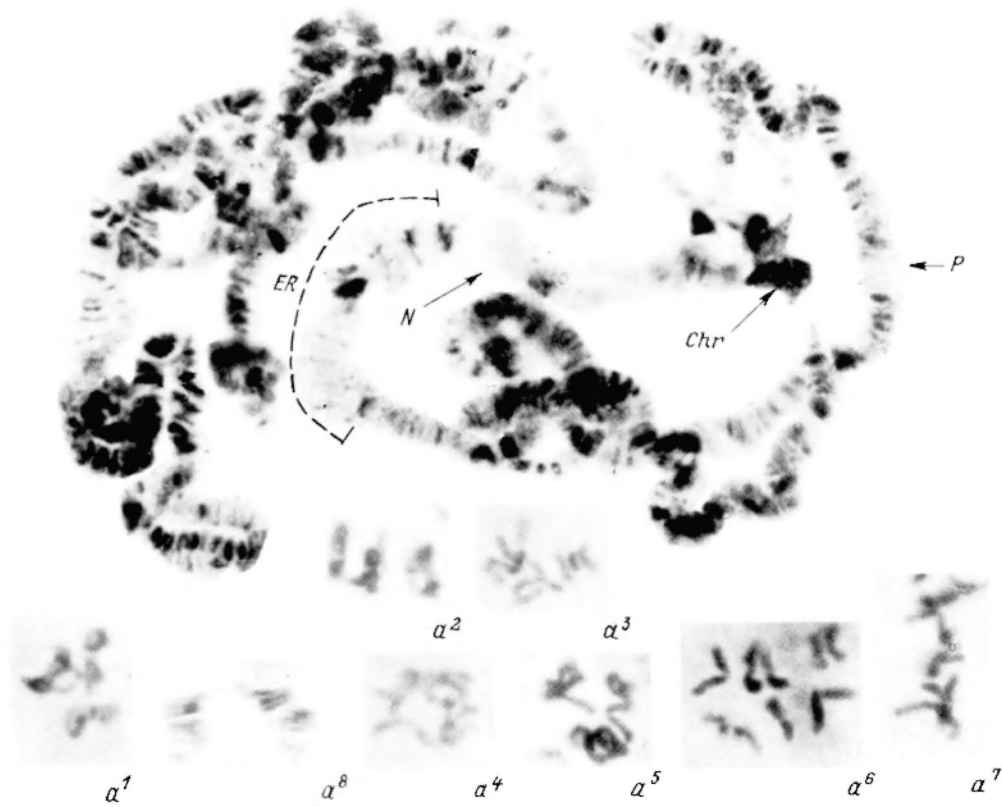


Рис. 3. Кариотип личинки *Prosimulium macropygum* Lundström.

*Chr* — хромоцентр; *ER* — расширенная зона; *N* — зона связи с ядрышком; *P* — пуфф;  $\alpha^1$ — $\alpha^7$  — метафазы;  $\alpha^8$  — анафаза.

Fig. 3. Karyotype of larva *Prosimulium macropygum* Lundstrom.



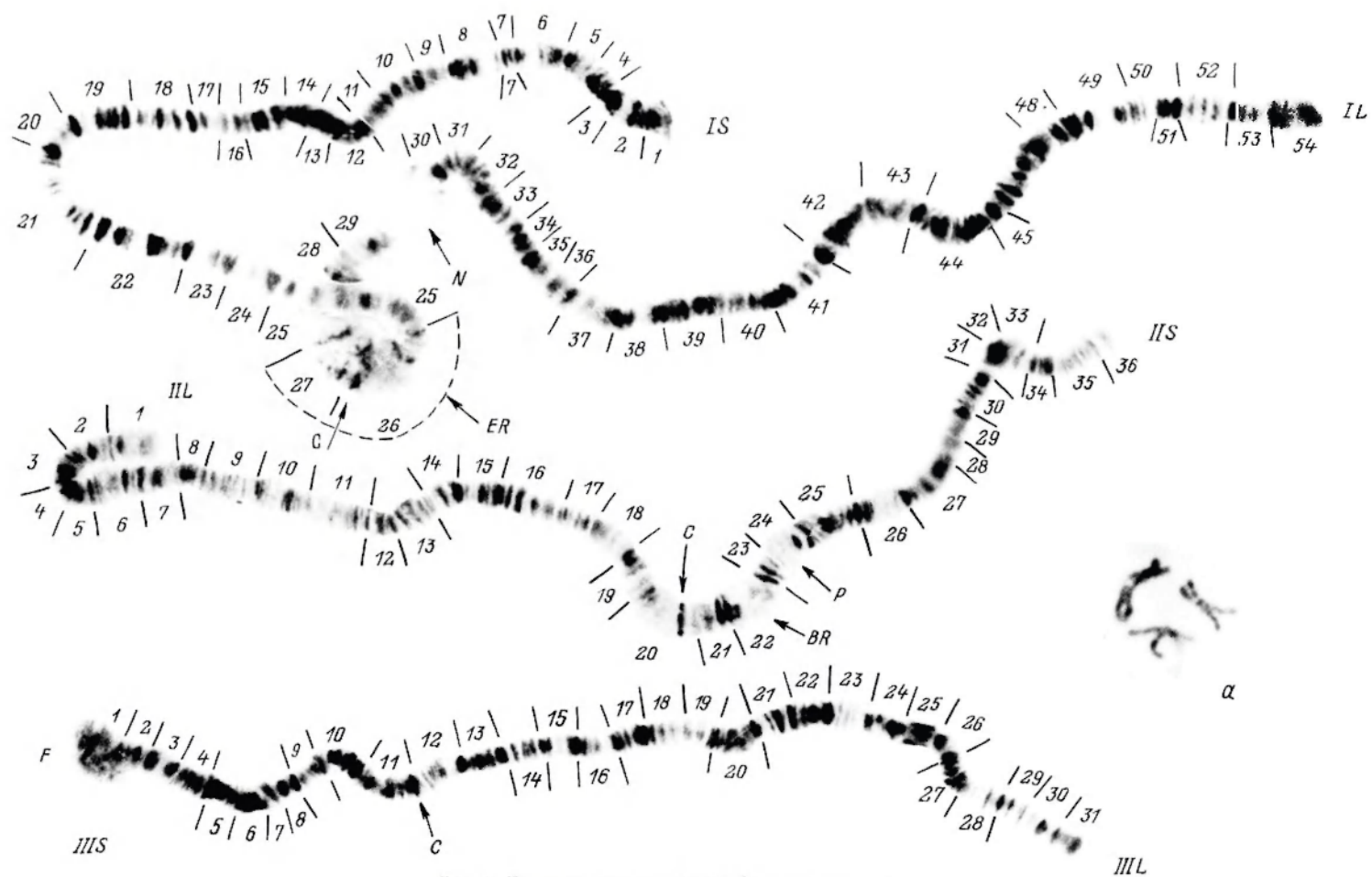


Рис 4. Кариотип личинки *Prosimulium ventosum* Rubzov.

I—III — номера хромосом; BR — кольцо Бальбиани; C — центромера; F — веерообразный конец IIS; L — длинное плечо; S — короткое плечо; a — метафаза.  
Остальные обозначения, как на рис. 3.

Fig. 4. Karyotype of larva *Prosimulium ventosum* Rubzov.